

桦木科植物的花粉形态研究*

陈 之 端**

(中国科学院植物研究所系统与进化植物学开放研究实验室, 北京 100093)

POLLEN MORPHOLOGY OF THE BETULACEAE

CHEN ZHI-DUAN

(Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, & Herbarium, Institute of Botany,
Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093)

Abstract Pollen grains of 6 genera, including 36 species, of the Betulaceae, were examined under LM, SEM and TEM. Their morphological characters are described and three types of pollen are distinguished here. The evidence from pollen morphological characters does not support Hutchinson's (1973) and Dahlgren's (1983) treatments which divided the Betulaceae into two families: Corylaceae (including *Corylus*, *Ostryopsis*, *Carpinus* and *Ostrya*) and Betulaceae (including *Alnus* and *Betula*). The author agrees with Abbe's (1974) division of the Betulaceae into three tribes with one modification that *Ostryopsis* is transferred from the tribe Coryleae to the tribe Carpineae. The limits of the three tribes presented here are the same as Kuprianova's (1963) treatment in which she divided the Betulaceae into three families. It is more reasonable to treat Kuprianova's families as tribes. Pollen morphological characters of the three tribes of the Betulaceae are described as follows:

1. Tribe Betuleae (including *Alnus* and *Betula*): Pollen grains are triporate or stephanoporate and oblate, suboblate or spheroidal. Sometimes the exine has arci and the ektexine thickens in the apertural region; the sculpture of exine is slightly rugulate under scanning electron microscope (SEM); the exine structure is four-layered: tectum, columellae, footlayer and endexine. The columellae are columellate, the endexine thickens in the apertural region and sometimes it is separated from the footlayer to form vestibulum.

2. Tribe Coryleae (only *Corylus*): Pollen grains are triporate and suboblate. The exine has no arci and the ektexine does not thicken in the apertural region; the sculpture of exine is

* 国家自然科学基金资助课题。

** 本文在路安民教授、潘开玉副教授和张志耘老师的精心指导下完成; 承张金谈、李沛琼、洪德元三位先生审阅并提出宝贵意见; 顾红雅博士帮助修改英文摘要; 实验过程中, 曾得到中国科学院植物研究所肖荫厚、杨学健、孟昭义老师和中国科学院微生物研究所谢家仪、初红军老师的热情帮助; 作者无限感激, 谨此一并致谢。

slightly rugulate under SEM; the exine structure is five-layered: granular layer, tectum, columellae, footlayer and endexine. The tectum is covered with a granular layer, the columellae granular and the endexine thickens but is not separated from the footlayer in the apertural region.

3. Tribe Carpineae (including *Ostryopsis*, *Carpinus* and *Ostrya*): Pollen grains are mostly triporate and suboblate. The exine has no arci and the ectexine does not thicken in the apertural region; the sculpture of exine is slightly rugulate under SEM; the exine structure is five-layered which is the same as those of the Coryleae. The tectum is covered with a granular layer, the columellae are columellate and the endexine is neither thickened nor separated from the footlayer in the apertural region. The operculum exists on the top of aperture membrane.

Key words Betulaceae, Pollen morphology

摘要 对桦木科植物(包括 6 属 36 种)的花粉进行了光学显微镜、扫描电镜和透射电镜观察;系统地描述了各属的花粉形态,划分了三种花粉类型,即桦木型、榛型、鹅耳枥型,并澄清了前人在带状加厚、孔盖和颗粒层等概念上的模糊认识。根据花粉的形态,作者不支持 Hutchinson(1973)和 Dahlgren(1983)把桦木科分成两个科,即榛科(包括榛属、虎榛子属、鹅耳枥属和铁木属)和桦科(包括桤木属和桦木属);而同意 Abbe(1974)将桦木科作为三个族来处理,并且认为虎榛子属应该从榛族分出,置于鹅耳枥族;尽管作者不支持 Kuprianova(1963)将桦木科划分为三个科,但本文所提出的三个族与 Kuprianova 的三个科只是分类等级上的差异。

关键词 桦木科;花粉形态

桦木科 Betulaceae 植物主要分布在北温带,全科共 6 属,约 120 种(Cronquist, 1981)。坡克罗夫斯卡娅等(1950)、Erdtman(1952)、中科院(1960)及 Kuprianova(1965)在光学显微镜下分别对该科 6 属约 60 种植物的花粉形态作过系统地观察和描述;Yamazaki 和 Takeoka(1957, 1958)、Lieux(1980)、Miyoshi 和 Ueyama(1981)及刘果厚(1989)等对 5 属 31 种 3 变种作过扫描电镜观察;Takeoka 和 Stix(1963)、Ueno(1963)及 Zavada 和 Dilcher(1986)对 4 属 8 种植物作过透射电镜观察。

尽管桦木科植物花粉的研究较多,但至少还存在着以下两个方面的不足:(1)涉及中国的种类很少,尤其在花粉超微结构方面仅桦木属 10 种植物作过扫描电镜观察(刘果厚 1989),然而我国却有桦木科植物 6 属(包括 1 特有属)、70 余种,约占全部种类的 60%(李沛琼等, 1979);(2)全科 6 属花粉资料的积累不平衡,属间的比较尚有困难。此外,桦木科的花粉自晚白垩纪开始有记录,至第三纪时,在欧亚及北美的地层中频繁地出现,是古孢粉区系中的重要成份。基于上述原因,本文以中国材料为主,借助光学显微镜、扫描电镜和透射电镜对桦木科植物的花粉形态进行了深入的综合研究。

材料与方 法

本文研究的材料均采自中国科学院植物研究所标本馆的腊叶标本。光学显微镜观察材料经醋酸酐分解法处理,用甘油胶封片;扫描电镜观察材料是将经醋酸酐处理或未经处

理的花粉用双面透明胶纸粘在样品台上,镀膜后观察;透射电镜观察材料则经过常规的固定、脱水、包埋、切片和染色之后进行观察。测量 20 粒花粉,取平均值;萌发孔数目的统计取花粉 50—100 粒;透射电镜下的外壁厚及其各层厚度是用照片上的厚度去除以放大倍数而得。关于外壁结构的描述则采用了 Faegri 和 Iversen(1975)的术语。

观察结果

(一) 各属花粉形态特征(表 1)

表 1 桦木科各种花粉形态特征
Table 1 Pollen morphology of the species in Betulaceae

性状 characters 种 species	形状 shape	大小 size (μm)	萌发孔 aperture				外壁 exine			
			孔数百分比 Nos. (%)			孔高 height (μm)	孔室 vesti- bulum	厚度 thick- ness	带状 加厚 arci	雕纹 (扫描电镜下) sculpture (under SEM)
			三孔 3- porate	四孔 4- porate	五孔 5- porate					
<i>Alnus nepalensis</i>	球形 spheroidal	(18.37—24.49)21.80 $\times$ 24.15(20.41—27.54)		31.65	68.35	3.06	+	1.20	+	稍纵波状 slightly rugulate
<i>A. trabeculosa</i>	近扁球形 suboblate	(17.35—23.47)20.31 $\times$ 25.05(23.47—27.55)		67.32	32.68	2.60	+	1.58	+	同上 do.
<i>A. viridis</i>	同上 do.	(16.33—21.43)17.77 $\times$ 21.73(20.40—23.47)		7.41	92.59	2.10	+	1.76	+	同上 do.
<i>A. rubra</i>	同上 do.	(19.39—23.47)21.20 $\times$ 26.59(22.45—30.61)		19.23	80.77	3.54	+	1.25	+	同上 do.
<i>A. oblongifolia</i>	扁球形 oblate	(17.35—20.41)18.58 $\times$ 25.91(22.45—27.55)		25.52	74.48	3.57	+	2.30	+	同上 do.
<i>Betula tianschanica</i>	近扁球形 suboblate	(20.41—25.51)22.93 $\times$ 27.73(25.51—32.61)	95.00	5.00		4.69	+	1.79	—	同上 do.
<i>B. potaninii</i>	同上 do.	(21.43—27.55)24.71 $\times$ 28.15(26.53—30.61)	100			4.92	+	1.91	+	同上 do.
<i>B. utilis</i>	同上 do.	(22.45—26.53)24.11 $\times$ 27.93(23.47—34.62)	100			3.97	+	1.47	—	同上 do.
<i>Corylus ferox</i>	同上 do.	(21.43—26.53)24.74 $\times$ 29.27(27.55—30.61)	100			3.33	—	1.72	—	同上 do.
<i>C. yunnanensis</i>	同上 do.	(18.37—23.47)20.77 $\times$ 25.71(23.47—26.52)	100			2.04	—	1.51	—	同上 do.
<i>C. americana</i>	同上 do.	(16.33—19.33)17.72 $\times$ 22.07(20.41—25.51)	100			1.98	—	1.88	—	同上 do.
<i>Ostryopsis davidiana</i>	同上 do.	(20.41—25.51)22.68 $\times$ 26.32(23.47—30.61)	100			2.97	—	1.15	—	同上 do.
<i>O. nobilis</i>	同上 do.	(18.37—22.45)20.61 $\times$ 25.77(22.44—27.55)	67.21	32.79		2.64	—	1.23	—	同上 do.
<i>Carpinus pubescens</i>	同上 do.	(25.51—30.61)26.89 $\times$ 32.31(29.59—35.71)	51.11	48.89		3.76	—	1.64	—	同上 do.
<i>C. tschonoskii</i>	同上 do.	(21.43—27.55)24.06 $\times$ 28.42(25.51—30.61)	100			2.19	—	1.05	—	同上 do.
<i>C. laxiflora</i>	同上 do.	(22.45—26.53)24.66 $\times$ 27.72(25.51—29.59)	100			2.27	—	1.06	—	同上 do.
<i>C. japonica</i>	同上 do.	(19.39—25.51)21.91 $\times$ 28.11(24.49—30.61)	74.19	25.81		2.14	—	1.03	—	同上 do.
<i>Ostrya japonica</i>	同上 do.	(22.45—25.51)23.79 $\times$ 27.39(25.51—29.59)	90.48	9.52		1.99	—	1.06	—	同上 do.
<i>O. virginiana</i>	同上 do.	(25.51—27.55)25.93 $\times$ 29.54(27.55—32.65)	93.55	6.45		3.82	—	1.23	—	同上 do.

+: 有(Yes); —: 无(No).

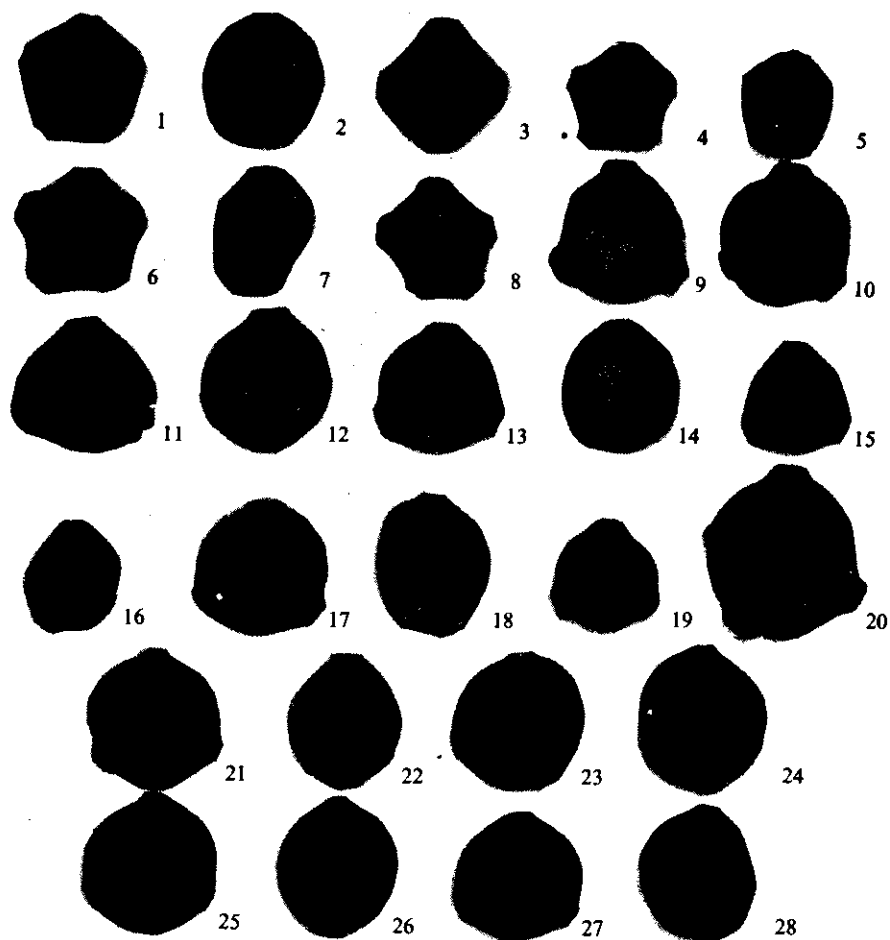
1. 桤木属 *Alnus* Mill. (图 1: 1—8; 图版 1: 1—9; 图版 5: 51—53)

图 1 花粉粒光学显微镜照片

Fig.1 Micrographs of pollen grains under light microscope 1, 2. *A. rubra* Bong.; 3. *A. trabeculosa* Hand.-Mazz.; 4, 5. *A. viridis* (Chaix) Lam. DC.; 6, 7. *A. oblongifolia* Torr.; 8. *A. nepalensis* D. Don; 9. *Betula utilis* D. Don; 10. *B. potaninii* Batal.; 11, 12. *B. tianschanica* Rupr.; 13, 14. *Corylus yunnanensis* A. Camus; 15, 16. *C. americana* Walt.; 17, 18. *Ostryopsis davidiana* Decne.; 19. *O. nobilis* Balf. f. et W. W. Sm.; 20. *Carpinus pubescens* Burk.; 21, 22. *C. japonica* Bl.; 23, 24. *C. tschonoskii* Maxim.; 25, 26. *C. laxiflora* (Sieb. et Zucc.) Bl.; 27, 28. *Ostrya japonica* Sarg. (1—28. $\times 800$).

花粉粒为扁球形, 近扁球形或球形; 赤道面观椭圆形, 极面观依孔数不同分别呈正五边形或正四边形 (图 1: 1—8)。极轴长 $16.3\text{--}24.5\mu\text{m}$, 平均 $19.8\mu\text{m}$; 赤道轴长 $20.4\text{--}30.6\mu\text{m}$, 平均 $24.1\mu\text{m}$ 。孔 4—5, 稀 3 个, 排列在赤道上 (图版 1: 1, 4, 8)。在光学显微镜下外壁光滑, 厚 $1.2\text{--}2.3\mu\text{m}$, 分层较清晰; 孔在花粉粒的表面明显隆起, 外壁在孔处加厚并分离, 形成孔室 (vestibulum) (图 1: 1, 3, 6, 8)。在扫描电镜下, 外壁纹饰为稍绉波状 (slightly rugulate), 脊状突起 (ridges) 上具稀疏或密集的小刺 (图版 1: 2, 5, 6, 9); 孔与孔之间由环形的带状加厚 (arci) 相连接 (图版 1: 7), 孔有时稍纵长 (图版 1: 3, 7), 被认为是变态的孔沟 (埃尔特曼, 1952)。

在透射电镜下观察:尼泊尔桤木 *A. nepalensis* 外壁可见四层:覆盖层、柱状层、基层及外壁内层,厚为 $0.80\mu\text{m}$ 。覆盖层发育良好,厚 $0.56\mu\text{m}$,其上分布着细穿孔(microchannels);柱状层厚 $0.08\mu\text{m}$,由发育微弱的小柱(bacula)组成;基层厚 $0.14\mu\text{m}$;其下为片状的,结构疏松的,厚仅为 $0.02\mu\text{m}$ 的外壁内层(图版 5: 52)。在透射电镜下,还可以清楚地看到:带状加厚时外壁的各个层次都有不同程度的加厚,而最显著的则在柱状层和基层(图版 5: 53);外壁在孔处的加厚与带状加厚不同,外壁外层仅覆盖层和柱状层加厚并凸出于花粉轮廓线以外,而基层在外壁升高处中断,外壁内层显著加厚,并基本上沿其原来的轮廓线在孔部连接(图版 5: 54),形成孔膜(aperture membrane),外层与内层之间的空隙即为孔室。经醋酸酐分解后的花粉,内含物均被破坏,只保留由外壁组成的框架(图版 5: 51)。

2. 桦木属 *Betula* L. (图 1: 9—12; 图版 2: 10—21)

花粉粒近扁球形或球形;赤道面观阔椭圆形,极面观圆形或三角形(图 1: 9—12)。极轴长 $18.4\text{—}27.6\mu\text{m}$, 平均 $22.7\mu\text{m}$; 赤道轴长 $21.4\text{—}34.7\mu\text{m}$, 平均 $26.4\mu\text{m}$ 。孔多 3 个,稀 4—5, 排列在赤道上(图版 2: 10, 12, 14, 16)。在光学显微镜下,外壁光滑,分层较清晰,厚约 $1.5\text{—}2.2\mu\text{m}$;在孔处,外壁明显升高,内、外层均加厚,突出于花粉轮廓线 $1.5\text{—}2.6\mu\text{m}$, 孔高 $3.3\text{—}4.9\mu\text{m}$,具孔室,或不具孔室(坡克罗夫斯卡娅等 1950; 刘果厚 1989);某些种(如 *Betula pubescens*)尚具微弱的带状加厚。扫描电镜下,外壁为极微弱的绉波状纹饰,与桤木属比较,条脊相对窄而长,小刺也更加密集(图版 2: 13, 17, 20)。

外壁的超微结构与桤木属相似(Takeoka 和 Stix 1963; Ueno 1963; Zavada 和 Dilcher 1986),厚 $0.9\text{—}1.4\mu\text{m}$,由四层组成,覆盖层厚,具不均匀分布的细穿孔,柱状层相对桤木属发育较好,外壁内层在孔部加厚亦较显著。

3. 榛属 *Corylus* L. (图 1: 13—16; 图版 3: 22—32; 图版 5: 55—56)

花粉粒近扁球形,赤道面观椭圆形,极面观三角形或圆形(图 1: 13—16)。极轴长度为 $16.3\text{—}26.5\mu\text{m}$, 平均 $21.2\mu\text{m}$; 赤道轴长度为 $20.4\text{—}30.6\mu\text{m}$, 平均 $26.2\mu\text{m}$ 。孔 3 个,极少 4 个,排列在赤道上(图版 3: 24, 29)。在光学显微镜下,外壁光滑,厚 $1.5\text{—}1.9\mu\text{m}$, 分层十分清晰;孔不明显升高(图版 3: 22, 23, 28),外壁外层在孔处不加厚或不明显加厚,无孔室。扫描电镜下,外壁纹饰与桦木属相似(图版 3: 26, 27, 30, 31)。

在透射电镜下,刺榛 *C. ferox* 外壁厚 $1.47\mu\text{m}$,与桤木属和桦木属不同,刺榛在覆盖层外尚有厚为 $0.06\mu\text{m}$ 的颗粒层(granular layer);覆盖层十分发达,具细穿孔,厚 $1.23\mu\text{m}$;柱状层由颗粒(granules)组成,颗粒间相互连接,似网状,厚度和基层一样,都是 $0.29\mu\text{m}$;外壁内层发育良好,厚 $0.18\mu\text{m}$,片状结构十分明显(图版 5: 55)。在孔部,覆盖层稍加厚并向孔内弯曲,基层在离孔相当距离处中断并消失;外壁内层在孔处加厚并连接,形成孔膜,孔膜破裂时,片层状结构从孔内溢出(图版 5: 56)。

4. 虎榛子属 *Ostryopsis* Decne (图 1: 17—19; 图版 3: 33—36; 图版 6: 57—58)

花粉粒近扁球形;赤道面观椭圆形,极面观圆形(图 1: 17—19)。极轴长度为 $18.3\text{—}25.5\mu\text{m}$, 平均 $21.6\mu\text{m}$; 赤道轴长度为 $22.4\text{—}30.6\mu\text{m}$, 平均 $26.0\mu\text{m}$ 。孔 3—4 个,排列在赤道上(图版 3: 36),或散生(图版 3: 33)。在光学显微镜下,外壁光滑,分层十分清晰,厚 $1.1\text{—}1.2\mu\text{m}$;孔处外壁明显升高但不加厚,孔高 $2.6\text{—}3.0\mu\text{m}$,突出于花粉表面 1.4—

1.5 μm , 不具孔室。扫描电镜下外壁纹饰为微弱的绉波状, 脊状突起较桦木属和榛属宽、短, 小刺较为稀疏(图版 3: 34, 35)。

在透射电镜下, 虎榛子 *O. davidiana* 外壁可见五层: 由表及里依次为颗粒层(0.02 μm)、覆盖层(0.33 μm)、柱状层(0.13 μm)、基层(0.09 μm)、和外壁内层(0.05 μm), 总厚度为 0.63 μm 。颗粒层附着在覆盖层上, 二者可以分离, 覆盖层具细穿孔; 柱状层相对发育, 由小柱组成; 基层较薄; 外壁内层相对较厚(图版 6: 57)。在孔部, 覆盖层不加厚, 向孔内弯曲; 基层在远离孔处缺失; 外壁内层与外层紧贴不分离, 在孔处连接形成孔膜, 孔膜上有孔盖(operculum)覆盖(图版 6: 58)。

5. 鹅耳枥属 *Carpinus* L. (图 1: 20—26; 图版 4: 37—41, 45—47; 图版 6: 59—60)

花粉粒近扁球形; 赤道面观阔椭圆形, 极面观圆形(图 1: 20—26)。极轴长 19.4—30.6 μm , 平均 24.4 μm ; 赤道轴长 24.5—35.7 μm , 平均 30.0 μm 。孔 3—4, 排列在赤道上(图版 4: 37, 39)。光学显微镜下, 外壁光滑, 分层十分清晰, 厚 1.0—1.6 μm ; 在孔处, 外壁升高(图 1: 23)或显著升高(图 1: 20), 不加厚或微加厚, 无孔室。扫描电镜下, 外壁纹饰为微弱绉波状, 较桦木属和榛属, 脊状突起宽、长; 小刺分布较密集(图版 4: 45—47)。

在透射电镜下, 鹅耳枥 *C. turczaninowii* 外壁厚 0.83 μm , 可见五层: 具颗粒层, 厚 0.02 μm ; 覆盖层厚 0.48 μm , 其上细穿孔稀疏, 在孔部向孔内弯曲; 柱状层(0.13 μm)由小柱构成; 基层(0.17 μm)在外壁升高处中断; 外壁内层(0.03 μm)发育弱, 在孔处不加厚。孔膜不清楚, 具孔盖(图版 6: 59—60)。Takeoka 和 Stix(1963)对 *Carpinus betulus* 的外壁超微结构进行了观察, 并首次报道了桦木科的花粉外壁具有颗粒层。该种外壁厚 1.1 μm , 在孔处稍加厚, 孔膜清晰, 其上具孔盖, 但孔膜是否为外壁内层形成尚未做肯定。

6. 铁木属 *Ostrya* Scop. (图 1: 27—28; 图版 4: 42—44, 48—50; 图版 6: 61—62)

花粉粒近扁球形; 赤道面观阔椭圆形, 极面观圆形(图 1: 27—28)。极轴长 22.5—27.6 μm , 平均 24.8; 赤道轴长 25.5—32.7 μm , 平均 28.7 μm 。孔多 3 个, 少数具 4 个, 排列在赤道上(图版 4: 43)。光学显微镜下, 外壁光滑, 分层十分清晰, 厚 1.1—1.2 μm ; 外壁在孔处升高或显著升高(图版 4: 42—44), 不加厚, 不形成孔室。扫描电镜下外壁纹饰与鹅耳枥属十分相似(图版 4: 48—50)。

在透射电镜下, 铁木 *O. japonica* 外壁超微结构与鹅耳枥相似(图版 6: 61)。外壁分五层: 颗粒层(0.01 μm)、覆盖层(0.45 μm)、柱状层(0.15 μm)、基层(0.10 μm)、外壁内层(0.05 μm), 总厚度为 0.76 μm 。覆盖层上细穿孔稀疏, 柱状层由小柱构成。在孔部, 外壁外层与内层均不加厚, 内层连接并形成薄薄的孔膜, 孔膜为孔盖覆盖, 孔盖向孔外突出(图版 6: 62)。

(二) 桦木科的花粉类型

根据本文观察的结果, 桦木科花粉可分为三种类型: 即桦木型(*Betula* type), 榛型(*Corylus* type)和鹅耳枥型(*Carpinus* type)。

1. 桦木型 花粉三孔或多孔; 有或无带状加厚, 或有不明显的带状加厚; 外壁在孔处升高并加厚, 形成或不形成孔室。扫描电镜下, 外壁纹饰为稍绉波状。透射电镜下, 外壁四层, 覆盖层上分布细的穿孔; 柱状层和基层较不发育, 柱状层由小柱构成; 外壁内层在孔处连接并加厚形成孔膜。此型包括桤木属和桦木属的花粉。

2. **榛型** 与桦木型花粉的区别在于:多三孔;外壁无带状加厚,在孔处不升高或不明显升高;外壁外层在孔处不加厚,但内层加厚,不形成孔室。透射电镜下,外壁分五层,柱状层由颗粒组成;覆盖层外具颗粒层。仅榛属花粉为此类型。

3. **鹅耳枥型** 它与桦木型的不同在于:多三孔;无带状加厚;在孔部,外壁各层均不加厚,内层连接形成孔膜,但孔膜极不发育;不具孔室。在透射电镜下,外壁可见五层。与榛型的区别为:孔在花粉表面升高或明显升高;柱状层由小柱组成。此外,外壁一般较薄;同时具有颗粒层和孔盖为鹅耳枥型花粉的独有特征。鹅耳枥属、铁木属和虎榛子属的花粉属于鹅耳枥型。

综上所述,根据花粉形态结构特征,作桦木科分属检索表如下:

1. 外壁外层和内层在孔处均加厚;透射电镜下外壁可见四层。……………
2. 外壁具明显的带状加厚,孔 4—5,稀 3 个…………… **桤木属**
2. 外壁无带状加厚,或有不明显的带状加厚,孔 3 个,稀 4—5…………… **桦木属**
1. 外壁外层在孔处不加厚,外壁内层加厚或不加厚;透射电镜下,外壁可见五层。……
3. 外壁内层在孔处加厚;孔在花粉表面不突出或不明显突出;柱状层由颗粒组成,无孔盖…………… **榛属**
3. 外壁内层在孔处不加厚;孔在花粉表面突出或明显突出;柱状层由小柱组成,具孔盖…………… **鹅耳枥属、铁木属、虎榛子属**

讨 论

(一) 关于科的范围

关于桦木科的范围至今仍存在着三种不同概念:广义的概念是桦木科包括了六个属(Prantl 1894; Winkler 1904; Takhtajan 1980; Thorne 1983; Cronquist 1981, 1988);而狭义的桦木科仅包括 *Alnus* 和 *Betula* 两个属,其余的四属则属于榛科(Hutchinson 1973; Dahlgren 1983);第三种是更为狭义的概念,它与第二种概念的不同之处是将榛科又划分为榛科和鹅耳枥科(Kuprianova 1963)。作者认为:六属的花粉萌发孔多为 3 个,较少为 4—5 个,排列在赤道上,外壁在孔处均有程度不同的升高;扫描电镜下的外壁纹饰为稍纵波状,由着生小刺的脊状突起组成;透射电镜下的外壁结构也极其相似,都具有十分发达的分布着细穿孔的覆盖层,不十分发育的柱状层和基层以及呈片层状结构的外壁内层。花粉形态的极大相似性为广义的桦木科的概念提供了合理性,因此,从孢粉学的角度我们不支持将桦木科分成两科或者三科的观点。

(二) 关于族的划分

桦木科有关族的划分主要存在着两种观点:(1) 形态学(Winkler 1904; 李沛琼和郑斯绪 1979)、木材解剖学(Hall 1952)和血清学(Brunner 和 Fairbrothers 1979)的研究支持将桦木科划分为两个族:桦木族 *Betuleae* (*Alnus*, *Betula*) 和榛族 *Coryleae* (*Corylus*, *Ostryopsis*, *Carpinus*, *Ostrya*); (2) 根据花的形态, Abbe (1974) 将桦木科划分为三个族:桦木族 *Betuleae* (*Alnus*, *Betula*)、榛族 *Coryleae* (*Corylus*, *Ostryopsis*) 和鹅耳枥族 *Carpineae* (*Carpinus*, *Ostrya*)。根据花粉形态,本文同意 Abbe 将桦木科作为三个族处理,但榛族和鹅耳枥族在范围上与 Abbe 的有所不同,即认为 *Ostryopsis* 应当从榛族分

出, 移入鹅耳枥族; 尽管作者不支持 Kuprianova (1963) 将桦木科分成三个科, 但本文所提出的三个族与 Kuprianova 的三个科只是在分类等级上存有差异。因此, 本文有关桦木科族的划分如下: 桦木族包括 *Alnus* 和 *Betula*, 榛族仅包括 *Corylus*, 鹅耳枥族则包括了 *Carpinus*, *Ostrya* 和 *Ostryopsis*。以上三个族与桦木科植物的三种花粉类型是完全吻合的, 这是此种划分的主要根据。需要指出的是: 本研究同作者等根据叶表皮性状的分析 (陈之端、张志耘, 1991) 在族的划分方面有一些不同, 这一问题我们将在以后的工作中通过对各类性状的综合分析来解决。

(三) 需要澄清的几个问题

1. 关于桤木属花粉外壁的带状加厚 (arci), Erdtman (1943) 在光学显微镜下曾根据花粉形态的研究, 提出假设: 认为带状加厚是雕纹的特性, 是由于覆盖层和柱状层的加厚而引起的, 或者是因为在柱状层和基层之间插入了一层中间带的结果 (据坡克罗夫斯卡娅等 (1950) 的引证); Takeoka 和 Stix (1963) 利用透射电镜对 *Alnus glutinosa* 的带状加厚进行了观察, 认为带状加厚是由于外壁外层包括覆盖层、柱状层和基层的加厚所引起的。本文根据对 *Alnus nepalensis* 的外壁的观察结果, 进一步认为: Erdtman 关于带状加厚是由于在柱状层和基层之间插入了一层中间带的假设是不能成立的; 当外壁具有带状加厚时, 外壁外层和外壁内层都有不同程度的加厚。此外, 作者还发现: 桤木属和桦木属的花粉外壁在孔处的加厚与其它部位带状加厚是不同的: 外壁外层仅覆盖层和柱状层加厚, 基层在孔部升高处中断而缺失, 而外壁内层在孔部显著加厚, 形成发达的片层结构。

2. 孔盖 (Operculum) 的概念最早由 Wodehouse (1935) 提出, 特指孔膜中央加厚的部分。Kuprianova (1963) 指出: 鹅耳枥属、铁木属和虎榛子属的花粉具有孔盖, 她认为孔盖是桦木科植物的花粉在适应风媒的过程中形成的一个重要特征, 并以此作为成立新科鹅耳枥科 Carpinaceae 的主要依据。本文在透射电镜下证实了孔盖仅在桦木科的上述三属中存在, 并发现: 孔盖不是孔膜中央加厚的部分, 两者之间的界限非常明显, 是易于区别的: 孔膜呈片状, 是外壁内层通过在孔处的连接而形成的, 孔盖为颗粒状, 存在于孔膜之上。在桤木属、桦木属和榛属中, 孔盖不存在, 而孔膜发达; 在鹅耳枥属、铁木属和虎榛子属中孔盖存在, 但孔膜发育微弱, 几乎难以辨认。此外, 孔膜的上凸和下凹与花粉内壁在孔处的膨大有关。

3. 关于桦木科花粉外壁覆盖层外尚存在颗粒层 (granular layer) 的报道最早见于 *Carpinus betulus* (Takeoka 和 Stix 1963)。本次研究发现: 颗粒层在桦木科植物的花粉中存在较广, 除鹅耳枥属外, 还见于榛属、铁木属和虎榛子属中。颗粒层可以被 10% 的 KOH 溶液分解 (Takeoka 和 Stix 1963), 它常常与覆盖层相分离, 被认为是一个不十分稳定的花粉性状。

附录: 实验材料名录

Appendix: List of the species examined for this study

种 species	采集地 locality	采集人 collector	标本号 No.
<i>Alnus cremastogyne</i>	四川宝兴 Baoxing, Sichuan	宗滋圃 Z.P.Song	38100
<i>A.firma</i>	Japan	H.Migo	082671
<i>A.nepalensis</i>	四川会理 Huili, Sichuan	方文培 W.P.Fang	9572

续

种 species	采集地 locality	采集人 collector	标本号 No.
<i>A.oblongifolia</i>	New Mexico, USA	W. Hess	1650
<i>A.rubra</i>	Oregon, USA	R. R. Halse	2780
<i>A.trabeculosa</i>	江西 Jiangxi	熊耀国 Y. G. Xiong	01216
<i>A.viridis</i>	Switzerland	E. Zogg	029
<i>Betula albo-sinensis</i>	山西小五台山 Xiaowutaishan, Shanxi	不详 unknown	692
<i>B.chinensis</i>	河北东陵 Dongling, Hebei	H. F. Chow	40139
<i>B.dahurica</i>	河北涿县 Zhuoxian, Hebei	杨朝庶 C. S. Yang	712
<i>B.luminifera</i>	四川天全 Tianquan, Sichuan	蒋兴磨 X. L. Jiang	33674
<i>B.potaninii</i>	四川 Sichuan	不详 unknown	435
<i>B.tianschanica</i>	新疆昭苏 Zhaoshu, Xinjiang	李安仁等 A. R. Li et al	10561
<i>B.utilis</i>	山西阳城 Yangcheng, Shanxi	包士英 S. Y. Bao	145
<i>Corylus americana</i>	Wisconsin, USA	S. Landry et al	2
<i>C.avellana</i>	Sweden	A. Hakansson	25860
<i>C.ferox</i>	陕西 Shannxi	K. T. Fu	2933
<i>C.mandschurica</i>	黑龙江佳木斯 Jiamusi, Heilongjiang	T. Y. Sun	1106
<i>C.spinescens</i>	美国栽培 America cult.	K. Rousk	19210
<i>C.yunnanensis</i>	美国栽培 America cult.	不详 unknown	15923-c
<i>Ostryopsis davidiana</i>	山西沁县 Qinxian, Shanxi	郑东 D. Zheng	77
<i>O.nobilis</i>	云南大理 Dali, Yunnan	俞德浚 T. T. Yu	5838
<i>Carpinus cordata</i>	河北东陵 Dongling, Hebei	蔡希陶 X. T. Cai	50287
<i>C.japonica</i>	Honshu, Japan	H. Ohashi et al	11348
<i>C.laxiflora</i>	Honshu, Japan	T. Yahara et al	5929
<i>C.pubescens</i>	云南广南 Guangnan, Yunnan	王启无等 C. W. Wang et al	87893
<i>C.tschonoskii</i>	Honshu, Japan	T. Yahara et al	5937
<i>C.turczaninowii</i>	河北东陵 Dongling, Hebei	唐进 T. Tang	1578
<i>Ostrya japonica</i>	河北东陵 Dongling, Hebei	唐进 T. Tang	1680
<i>O.rehderiana</i>	浙江天目山 Tianmushan, Zhejiang	W. C. Cheng	2314
<i>O.virginiana</i>	美国栽培 America cult.	K. Rousk	17658

参 考 文 献

- [1] 中国科学院植物研究所形态室孢粉组, 1960: 中国植物花粉形态. 科学出版社, 北京, 64—73.
- [2] 李沛琼、郑斯绪, 1979: 桦木科, 中国植物志21卷(匡可任等编著). 科学出版社, 北京, 44—150.
- [3] 刘果厚, 1989: 内蒙古桦木属花粉形态的研究. 内蒙古大学学报(自然科学版), 20(3): 383—389.
- [4] 陈之端、张志耘, 1991: 桦木科植物叶表皮的研究. 植物分类学报, 29(2): 156—163.
- [5] 坡克罗斯卡娅等著, (1950), 王伏雄等译, 1956: 花粉分析. 科学出版社, 北京, 252—266.
- [6] 埃尔特曼著, (1952), 王伏雄、钱南芬译, 1962: 花粉形态与植物分类. 科学出版社, 北京, 55—56.
- [7] Abbe, E. C. 1974: Flowers and inflorescences of the "Amentiferae". *Bot. Rev.* 40: 186—261.
- [8] Brunner, F. & Fairbrothers, D. E. 1979: Serological investigation of the Corylaceae. *Bull. Torrey Bot. Club* 106: 97—103.
- [9] Cronquist, A. 1981: An integrated system of classification of flowering plants. Columbia Univ. Press, New York. 218—228.
- [10] ———, 1988: The evolution and classification of flowering plants (2nd edition). New York Botanic Garden, New York. 306—307.
- [11] Dahlgren, R. 1983: General aspects of angiosperm evolution and macrosystematics. *Nord. J. Bot.* 3: 119—149.
- [12] Prantl, K. 1894: Betulaceae, in Engler, A. and K. Prantl (eds): Die natürlichen Pflanzenfamilien III. Engelmann, Leipzig. 1: 38—46.
- [13] Faegri, K. & Iversen, J. 1975: Textbook of pollen analysis. Blackwell Scientific Publications.
- [14] Hall, J. W. 1952: The comparative anatomy and phylogeny of the Betulaceae. *Bot. Gaz.* 113: 235—270.
- [15] Hutchinson, J. 1973: The families of flowering plants. Vol. I: Dicotyledons. Clarendon Press, Oxford.
- [16] Kuprianova, L. A. 1963: On a hitherto undescribed family belonging to the Amentiferae. *Taxon* 12: 12—13.

- [17] ———, 1965: The palynology of the Amentiferae. 118—156, The Komarov Botanical Institute, Academy of Sciences of the USSR.
- [18] Lieux, M. H. 1980: An atlas of pollen of trees, shrubs and woody vines of Louisiana and other southeastern states, Part 2: Platanaceae to Betulaceae. *Pollen et spores* 22: 192—231.
- [19] Miyoshi, N. & Ueyama, S. 1981: Pollen morphology by means of scanning electron microscope 3: Angiosperm (Betulaceae). 日本花粉学会会志 27(1): 19—26.
- [20] Takeoka, M. & Stix, E. 1963: On the fine structure of the pollen walls in some scandinavian Betulaceae. *Grana Palynol.* 4(2): 161—188.
- [21] Takhtajan, A. 1980: Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). *Bot. Rev.* 46(3): 225—359.
- [22] Thorne, R. F. 1983: Proposed new realignments in the angiosperms. *Nord. J. Bot.* 3: 85—117.
- [23] Ueno, J. 1963: On the fine structure of the pollen walls of Angiospermae 3: Casuarina. *Grana Palynol.* 4(2): 189—194.
- [24] Winkler, H. 1904: Betulaceae, in Engler, A. (ed.): Das Pflanzenreich IV. 61: 1—149, Engelmann, Leipzig.
- [25] Wodehouse, R. P. 1935: Pollen grains. McGraw-hill Book Company, New York.
- [26] Zavada, M. S. & Dilcher, D. L. 1986: Comparative pollen morphology and relationship to phylogeny of pollen in the Hamamelidae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 73: 348—381.

图版说明 Explanation of plates

图版 1 花粉粒扫描电镜照片(桤木属)。

Plate 1 photographs of pollen grains under scanning electron microscope. 1—3. *Alnus cremastogyne* Burk.; 4, 5. *A. nepalensis* D. Don; 6, 7. *A. viridis* (Chaix) Lam. D C; 8, 9. *A. firma* Sieb. et Zucc. (1, 8. $\times 3500$; 2, 5, 6, 9. $\times 10000$; 3. $\times 8000$; 4. $\times 3000$; 7. $\times 4000$).

图版 2 花粉粒扫描电镜照片(桦木属)。

Plate 2 Photographs of pollen grains under scanning electron microscope. 10, 11. *Betula luminifera* H. Wink.; 12, 13. *B. tianschanica* Rupr.; 14, 15. *B. dahurica* Pall.; 16, 17. *B. utilis* D. Don; 18, 19. *B. albo-sinensis* Burk.; 20, 21. *B. chinensis* Maxim. (10, 14, 16, 19. $\times 3000$; 11, 13, 17, 18, 20. $\times 10000$; 12, 21. $\times 3500$; 15. $\times 15000$).

图版 3 花粉粒扫描电镜照片(榛属和虎榛子属)。

Plate 3 Photographs of pollen grains under scanning electron microscope. 22, 23. *Corylus yunnanensis* A. Camus; 24. *C. ferox* Wall.; 25, 26. *C. mandshurica* Maxim. et Rupr.; 27, 28. *C. avellana* L.; 29, 30. *C. americana* Walt.; 31, 32. *C. spinescens* Rehd.; 33, 34. *Ostryopsis davidiana* Decne.; 35, 36. *O. nobilis* Balf. f. et W. W. Sm. (22, 24. $\times 3000$; 25, 28, 29. $\times 3500$; 23, 27, 30, 31, 34, 35. $\times 10000$; 32, 33. $\times 4000$; 26. $\times 15000$; 36. $\times 2200$).

图版 4 花粉粒扫描电镜照片(鹅耳枥属和铁木属)。

Plate 4 Photographs of pollen grains under scanning electron microscope. 37, 38, 45. *Carpinus tschonoskii* Maxim.; 39, 40, 46. *C. laxiflora* (Sieb. et Zucc.) Bl.; 41, 47. *C. cordata* Bl.; 42, 50. *Ostrya rehderiana* Chun; 43, 48. *O. virginiana* (Mill.) K. Koch.; 44, 49. *O. japonica* Sarg. (37—40, 43, 44. $\times 3000$; 41. $\times 3500$; 42. $\times 4000$; 45. $\times 15000$; 46—50. $\times 10000$).

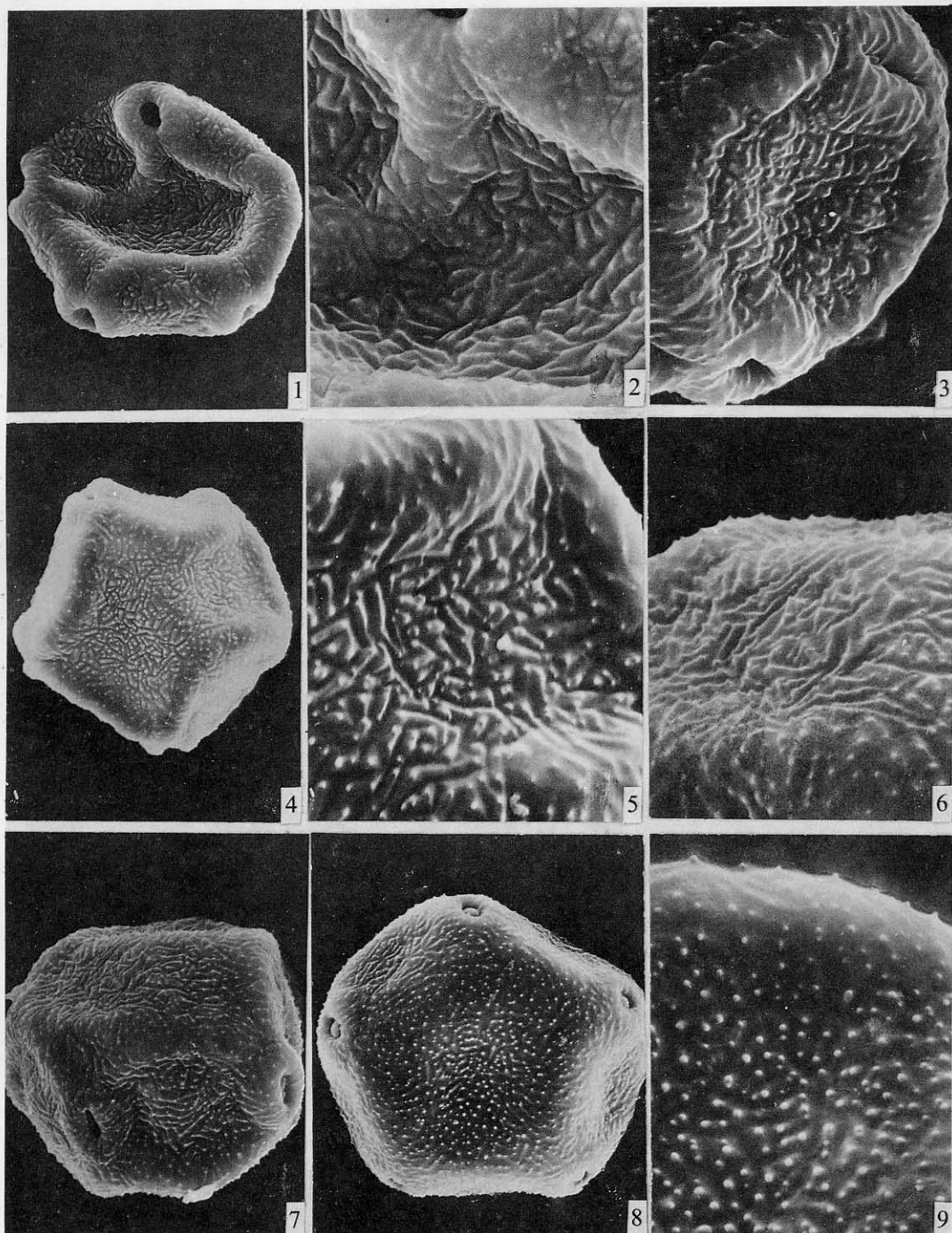
图版 5 透射电镜下花粉外壁的结构。

Plate 5 The exine ultrastructure of pollen grains under transmission electron microscope. 51—54. *Alnus nepalensis* D. Don; 55, 56. *Corylus ferox* Wall. (51. $\times 2500$; 52. $\times 50000$; 53. $\times 12000$; 54. $\times 10000$; 55. $\times 17000$; 56. $\times 20000$).

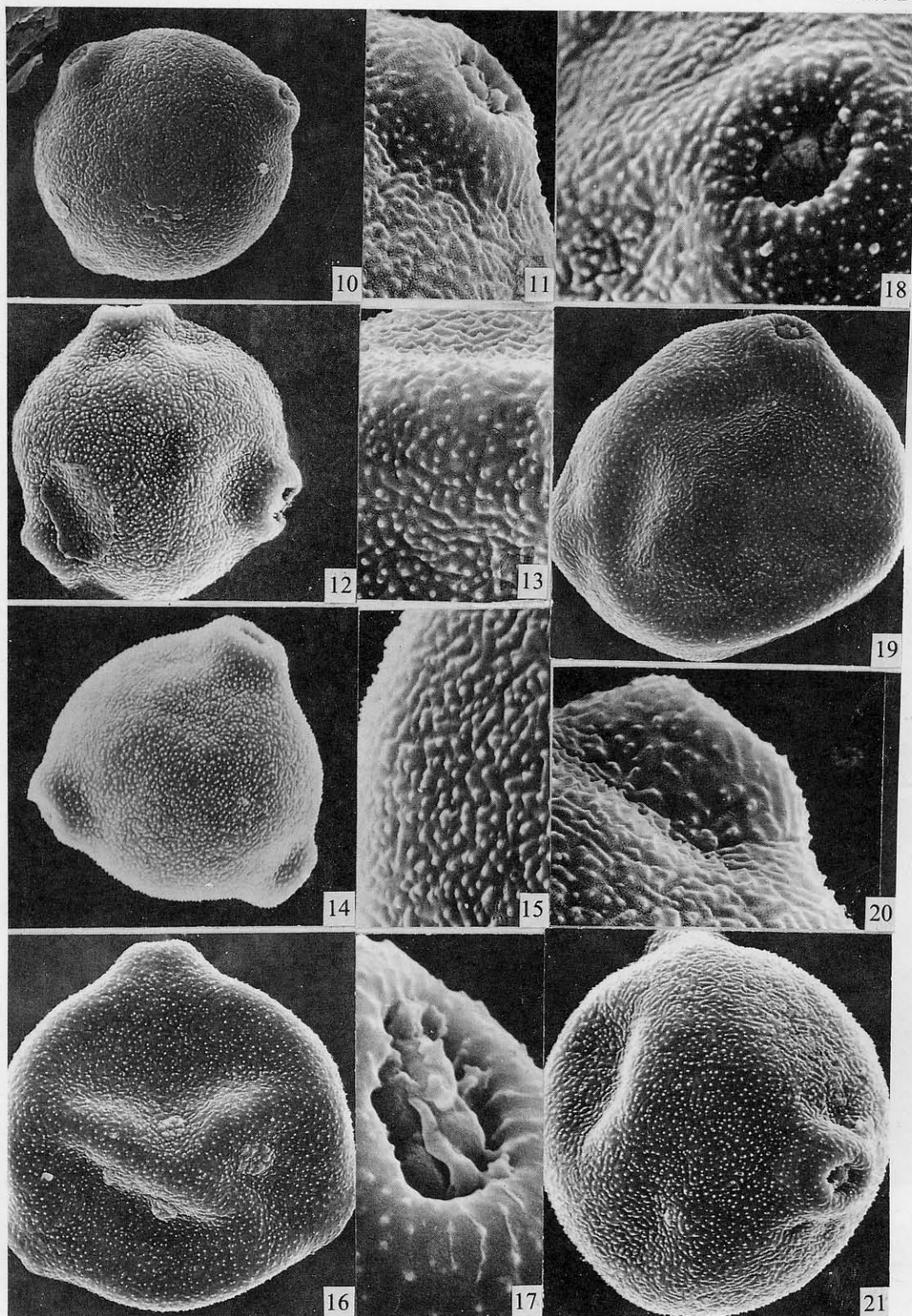
图版 6 透射电镜下花粉外壁的结构。

Plate 6 The exine ultrastructure of pollen grains under transmission electron microscope. 57, 58. *Ostryopsis davidiana* Decne.; 59, 60. *Carpinus turczaninowii* Hance; 61, 62. *Ostrya japonica* Sarg. (57. $\times 15000$; 58. $\times 6000$; 59. $\times 30000$; 60. $\times 10000$; 61, 62. $\times 20000$).

Plate 5—6 C. 柱状层 (Columellae); En. 外壁内层 (Endexine); F. 基层 (Footlayer); G. 颗粒层 (Granular layer); In. 内壁 (Intine); Mb. 孔膜 (Membrane); Mc. 微穿孔 (Microchannel); O. 孔盖 (Operculum); T. 覆盖层 (Tectum); V. 孔室 (Vestibulum).



see explanations at the end of text

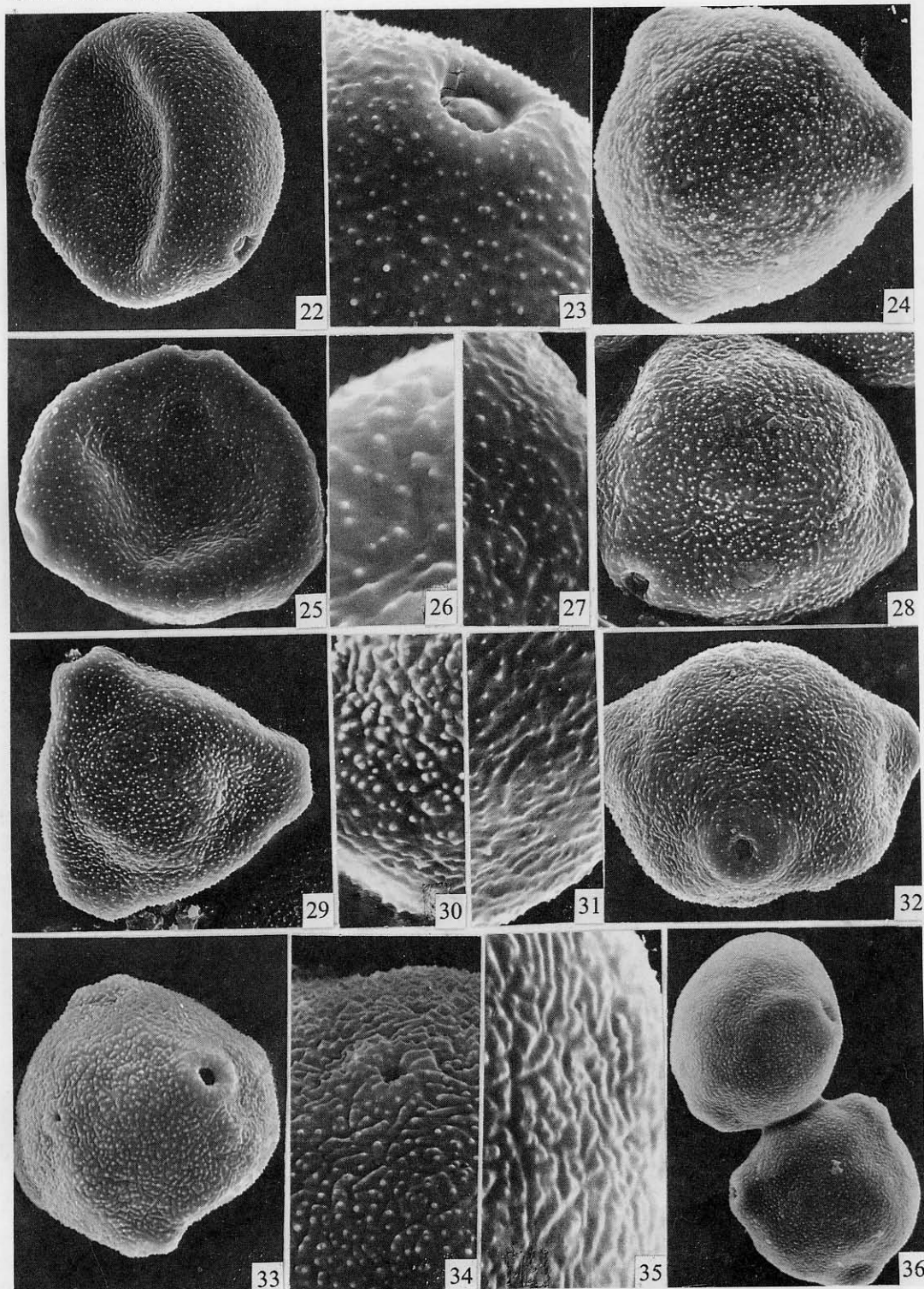


陈之端:

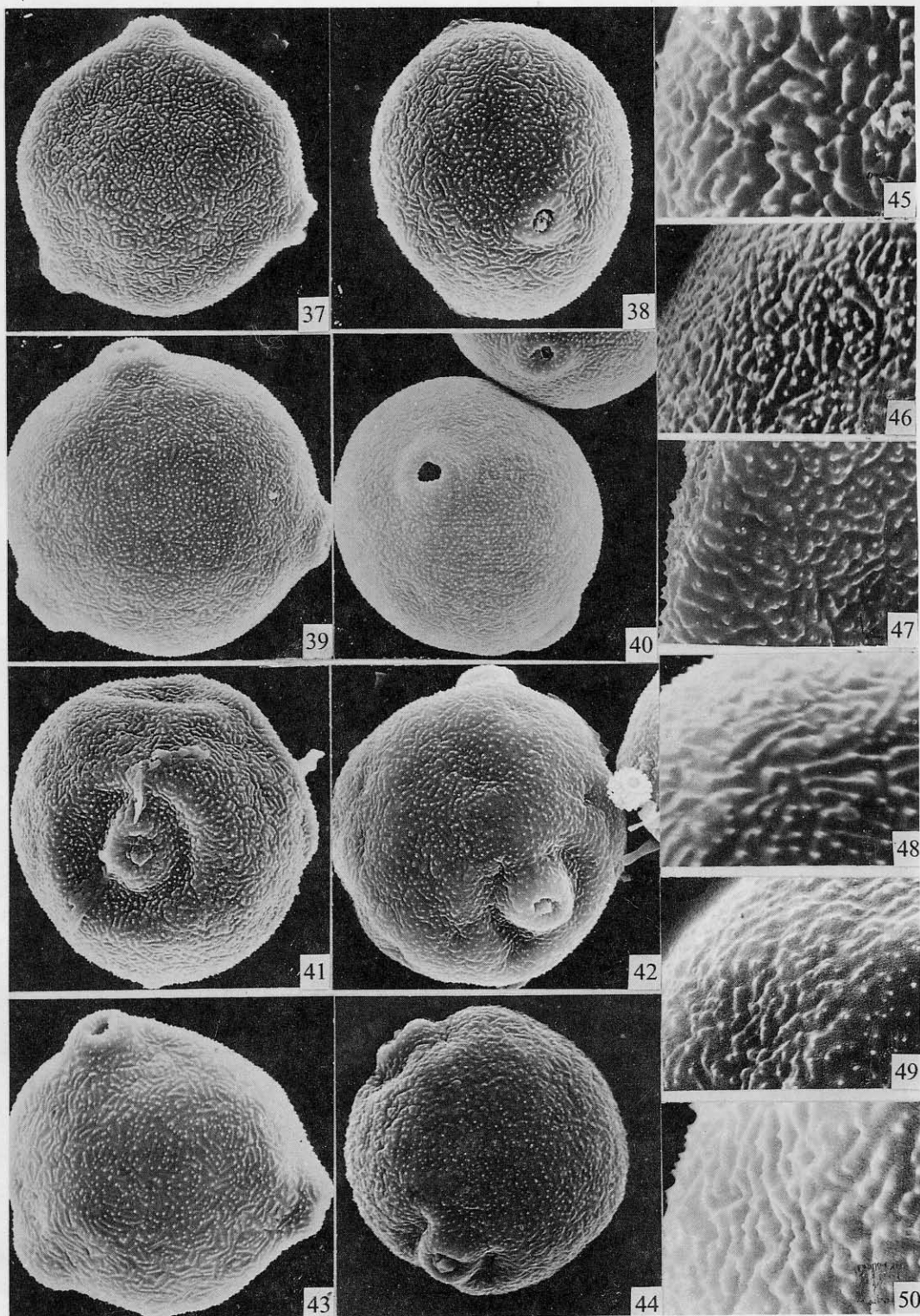
Chen Zhi-duan:

图版 3

Plate 3



see explanations at the end of text

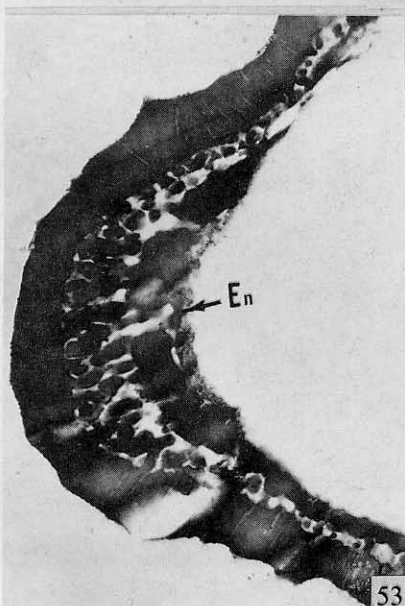
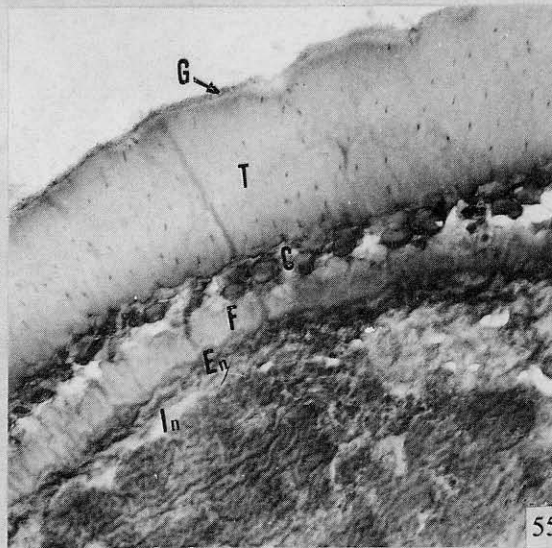
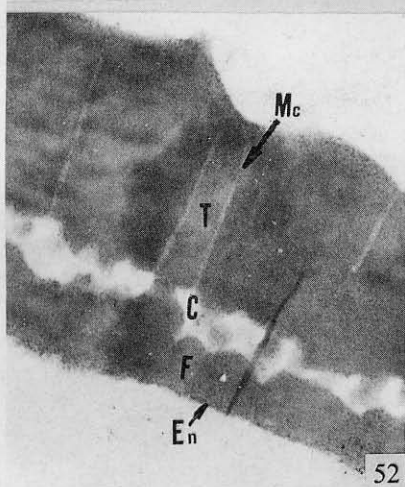
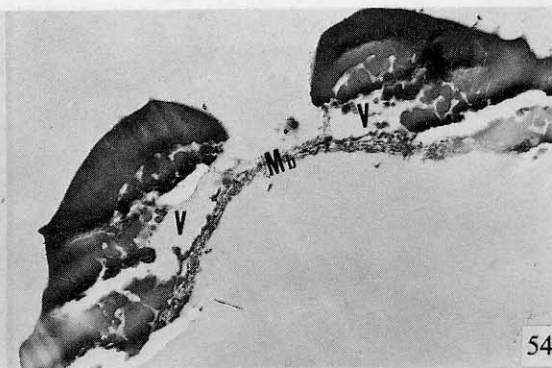
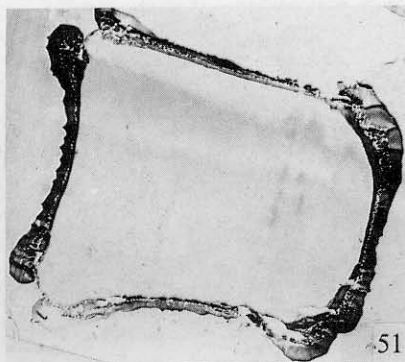


陈之端:

Chen Zhi-duan:

图版 5

Plate 5



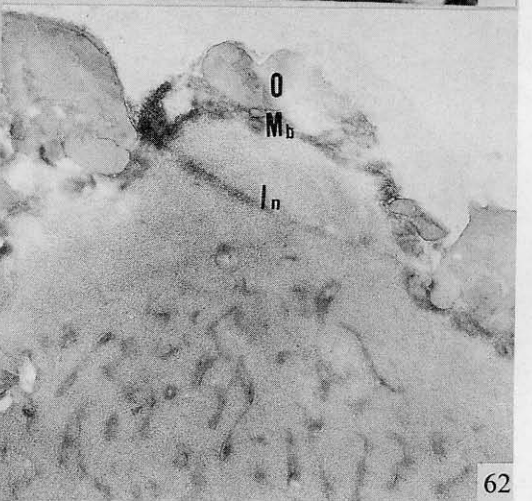
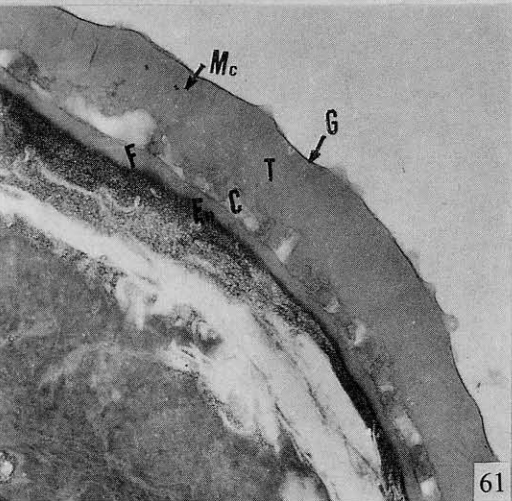
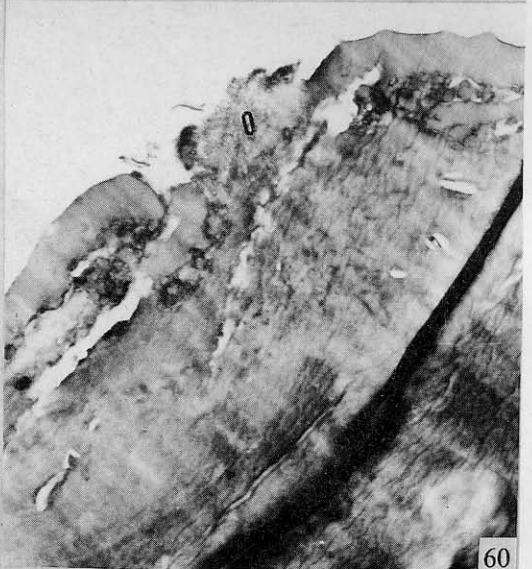
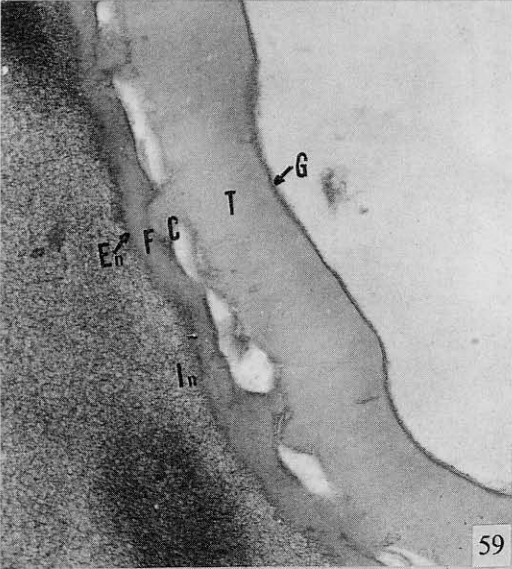
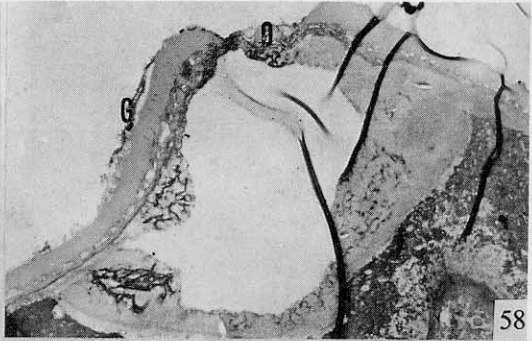
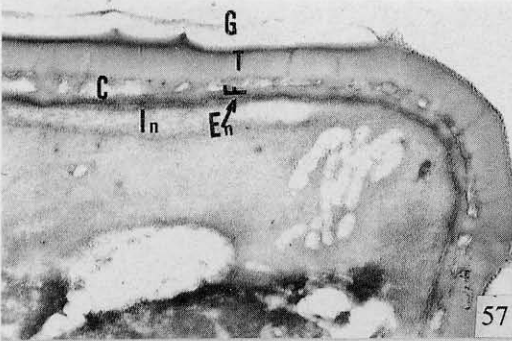
see explanations at the end of text

陈之端:

Chen Zhi-duan:

图版 6

Plate 6



see explanations at the end of text